



Т. И. Андреевко, канд. биол. наук, доцент

Севастопольский Национальный технический университет, г. Севастополь

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ГИДРОБИОНТОВ К УСЛОВИЯМ ВНЕШНЕЙ ГИПОКСИИ И АНОКСИИ

Представлена информация о сравнительной устойчивости гидробионтов к дефициту кислорода, физиологических и метаболических аспектах адаптации морских организмов к гипоксии и аноксии. По сравнению с другими группами организмов относительно низкая чувствительность и высокая устойчивость к гипоксии отмечены у моллюсков и приапулид. В бескислородной среде наиболее устойчивыми среди беспозвоночных животных также являются моллюски, более низкую устойчивость демонстрируют полихеты, а наименьшую – представители класса ракообразных. Выживаемость водных организмов ограниченное время в условиях аноксии зависит от их толерантности к температуре среды, размеров и активности. Рассмотрены стратегии метаболизма обитателей моря в условиях гипоксии и аноксии. Показано, что устойчивые к аноксии моллюски имеют значительные ресурсы гликогена и аспартата в тканях, а также способны сохранять аэробную ориентацию метаболизма при крайне низком насыщении воды кислородом.

Ключевые слова: гипоксия, аноксия, метаболизм, гидробионты, моллюски, стратегии адаптации

Гипоксия достаточно широко распространена в водах Мирового океана [56]. Устойчивые зоны с крайне низким содержанием кислорода (менее 0.5 мг л^{-1}) обнаружены в акваториях Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Их формирование определяется в основном спецификой динамики вод – апвеллингом и циклоническими круговоротами, а также крайне высокой первичной продукцией и резкой стратификацией водных масс [34]. В условиях глобального изменения климата многие авторы прогнозируют значительный рост площадей и числа гипоксических акваторий в Мировом океане и, возможно, качественную трансформацию существующих экосистем [34, 46, 49]. Роль организмов, толерантных к экстремальным формам гипоксии и аноксии, существенно возрастёт, и в перспективе они могут составить основу формирующихся гипоксических экосистем.

Чёрное море не является исключением. В конце 1970-х гг. на его северо-западном шельфе интенсифицировались процессы, обуславливающие возникновение дефицита кислорода в придонных слоях (глубина до 20 м). В результате увеличилась площадь дна, подверженные заморным явлениям, возросла их повторяемость. Основной зоной разви-

тия гипоксии является прибрежная часть шельфа, примыкающая к Дунай-Днестровскому междуречью. Ширина этой зоны достигает 30 миль, площадь – 23000 км^2 [5]. Гипоксические зоны на мелководных участках являются более проблемными акваториями, нежели на морских глубинах. Адаптация гидробионтов к ним должна протекать при более высоких температурах и достаточно динамичном гидрохимическом режиме. Это означает, что гидробионтам необходимо сохранять сравнительно высокую скорость энергетического обмена в среде с практически полным отсутствием кислорода.

В связи с выше изложенным, цель данной работы состояла в анализе и обобщении опубликованных данных по устойчивости гидробионтов к дефициту кислорода (O_2) и механизмам реорганизации тканевого метаболизма у моллюсков в условиях гипоксии и аноксии.

Концепция зависимого и независимого дыхания обсуждается продолжительный период времени в работах многих авторов, начиная с публикации Холла [26]. Переход животного от независимого дыхания на зависимое при снижении напряжения O_2 в окружающей среде

свидетельствует о том, что компенсаторные возможности респираторных систем (дыхание, кровообращение, кровь) организма исчерпаны. Эта граница определяется величинами «критическая концентрация кислорода» (critical level oxygen) или «сублетальная концентрация кислорода» (sublethal oxygen concentration – SLC₅₀). С этими показателями связывают понятие чувствительности вида к внешней гипоксии. Концентрации O₂, не совместимые с существованием вида, отражает величина «пороговая концентрация кислорода» (lethal level oxygen) или «летальная концентрация кислорода» (lethal oxygen concentration), которая количественно оценивается при помощи показателей LC₅₀ или LC₁₀₀ (смертность 50 или 100 %) и по которым судят об устойчивости вида к внешней гипоксии. При сравнительной устойчивости к тому или иному фактору среды часто также используют «среднее летальное время» (lethal time – LT₅₀). Наиболее подробная сводка по этим показателям представлена в [59].

Как известно, бентосные формы жизни чаще других сталкиваются с гипоксией, так как в придонных слоях наблюдается наименьшая интенсивность водообмена.

Среди изученных систематических групп организмов наиболее чувствительными и наименее устойчивыми оказались донные, пелагические рыбы [58] и представители ракообразных. Они имели самые высокие значения SLC₅₀ и LC₅₀, а также наименьшие величины LT₅₀ [58]. Самыми устойчивыми оказались приапиды: величина LT₅₀ у них составила более 1512 ч [58]. Однако при этом отсутствует информация о SLC₅₀ и LC₅₀, что не позволяет определить, при каких концентрациях O₂ наблюдалась гибель животных. Сравнительно низкая чувствительность и высокая устойчивость к гипоксии отмечена в отношении моллюсков, как брюхоногих, так и двустворчатых. Об этом свидетельствуют, прежде всего, высокие значения LT₅₀ – более 400 ч. Остальные систематические группы организмов, имеющие близкую к моллюскам чувствительность к дефициту кислорода (SLC₅₀), показали пониженную устойчивость к данному фактору, что подтверждается более низкими значениями LT₅₀.

Единственный надёжный критерий, который можно использовать при характеристике устойчивости к аноксии, – это LT₅₀ (табл. 1). Устойчивость животных к аноксии (LT₅₀) фактически отражает адаптивную эффективность их метаболизма, основанного на сбалансированном снижении энерготрат и выборе наиболее эффективных процессов анаэробного ресинтеза макроэргов. Решающее значение при этом имеет температура воды [50]. Величина LT₅₀ тем выше, чем ниже температура. Эта закономерность хорошо прослеживается у организмов различных таксономических групп [9, 32, 33, 36, 45, 48]. При этом организмы проявляют различную чувствительность к температуре, что хорошо отражает индекс $\Delta LT_{50} / \Delta T$. Его можно рассчитать по материалам, представленным в табл. 2. При этом результаты целесообразно выражать в % на °C, так как низкоустойчивые к аноксии организмы имеют незначительные абсолютные величины LT₅₀.

Наибольшую чувствительность к температуре проявляли особи *Mytilus edulis*. Величина LT₅₀ при повышении температуры в диапазоне 10 – 18°C уменьшалась у них почти в 3 раза [32, 33]. Высокую чувствительность проявляли и представители класса ракообразных: *Gammarus pseudolimnaeus* и *Paleomonetes vulgaris* [45, 48]. При увеличении температуры воды на 10°C среднее летальное время (LT₅₀) уменьшалось в 2 – 3 раза. Менее чувствительным к температуре оказался моллюск *Thais haemastoma*, у которого выживаемость в условиях аноксии при температуре 10°C составила 20 сут., а при 30 °C – 15 сут., то есть снижение составило всего 25 % [36]. Значения индекса $\Delta LT_{50} / \Delta T$ были минимальны. Близкие значения отмечены и для *Ruditapes philippinarum*, но абсолютные величины LT₅₀ у него существенно ниже [9].

Среднее летальное время зависело также от размеров животных. На видовом уровне организмы, имеющие меньшие размеры, в условиях аноксии выживали более

- устранение токсических продуктов метаболизма;
- создание повышенных ресурсов энергетических субстратов в тканях (гликогена, аминокислот);
- увеличение буферной ёмкости жидких сред организма, предотвращающей изменение величины pH.

Табл. 2 Влияние температуры на устойчивость гидробионтов к аноксии
Table 2 The effect of temperature on the resistance of hydrobionts to anoxia

Виды	T, °C	LT ₅₀ , сут	$\Delta LT_{50}(\%)/\Delta T, \% ^\circ C^{-1}$
<i>Thais haemastoma</i>	10-30	20→15	1.25
<i>Crassostrea virginica</i>	10-30	28→3	4.47
<i>Mytilus edulis</i>	10-18	16.7→5.9	8.09
<i>Meretrix lusoria</i>	15-34	15.7→2.5	4.43
<i>Ruditapes philippinarum</i>	15-25	1.97→1.75	1.12
<i>Gammarus pseudolimnaeus</i>	10-20	0.12→0.04	6.67
<i>Paleomonetes vulgaris</i>	15-25	4→2	5.00

Решение этих задач повышает функциональные возможности организма в среде с ограниченным насыщением O₂ и позволяет ему существовать в данных условиях продолжительный период времени.

Начальные этапы адаптации к экстремальным формам гипоксии и аноксии обычно сопряжены с попытками организма поддержать исходные скорости аэробного метаболизма за счёт увеличения вентиляции жаберных полостей, частоты сердечных сокращений, числа эритроцитов в крови или кислородосвязывающей способности гемоглобина. Затем происходит общее подавление метаболизма гидробионтов, как механизм сохранения энергии, и последующее переключение на анаэробные пути генерации энергии [16, 30, 60]. Подобная стратегия реализуется практически у всех устойчивых к дефициту O₂ видов моллюсков [14, 30].

Моллюски рода *Nautilus*, имеющие мультикамерную раковину, накапливают в ней O₂ и используют его в течение определённого промежутка времени. Однако затем подавляют

аэробный метаболизм на 5 – 10 % и переходят на анаэробные процессы генерации энергии [12]. Средиземноморская *Chamelea gallina* также сокращает свою метаболическую норму во время гипоксии [18].

При снижении содержания O₂ в среде у моллюсков вначале отмечается ускорение процессов вентиляции мантийной полости, происходит рост сердечного ритма и ударного объёма сердца, приводящие к ускорению гемолимфатической циркуляции. Однако затем обычно происходит снижение функциональных характеристик респираторного аппарата и сердца [37]. Так, *Arctica islandica* может сокращать свой сердечный ритм до 10 % от исходного, соответственно понижая энергетические потребности; в таком состоянии моллюск может достигнуть возраста 220 лет [8].

В течение гипоксического напряжения многие животные приливной зоны сохраняют свою функциональную целостность, регулируя использование энергии и компенсируя её аэробную потерю анаэробным производством АТФ [6]. Например, *Arenicola marina* начинает сокращать аэробный метаболизм намного раньше критической концентрации O₂ [37]. Толерантная к гипоксии *Littorina littorea* выдерживает длительное лишение O₂, используя определённый набор компенсационной метаболической адаптации, который также включает общую метаболическую депрессию [6, 39]. *Mytilus edulis* в условиях гипоксии снижает интенсивность обмена в 18 раз, а *M. galloprovincialis* – в 20 [2].

Для поддержания аэробного метаболизма многие моллюски используют респираторные пигменты: гемоцианин и гемоглобин [19], которые повышают кислородную ёмкость гемолимфы, выполняя функцию депо O₂, а также облегчая диффузии O₂ в тканевые структуры. Присутствие гемоцианина в гемолимфе *Nucula sulcata* позволяет ему поддерживать низкие скорости аэробного обмена (1.57 нмоль O₂ мг⁻¹ мин⁻¹) в воде со следами O₂.

В гемолимфе моллюсков *Anadara inaequiu-*

valvis и *A. granosa* обнаружен эритроцитарный гемоглобин, который, по мнению многих авторов, позволяет им продолжительное время находиться в воде со следами O_2 . Кроме того, в их жабрах моллюсков присутствует внутриклеточный гемоглобин, что облегчает диффузию O_2 в гемолимфу в гипоксической среде [19].

Отмечено, что более активные моллюски менее адаптированы к гипоксии в виду больших энергетических затрат на движение [41]. В то же время они способны к “реакции избегания”. Так, при воздействии низких концентраций O_2 в морской воде двустворчатые моллюски плотно смыкают створки раковины [1], используют миграцию [54]. Для прикреплённых литоральных организмов “реакции избегания” ограничены, а потому они должны обладать эффективными физиологическими механизмами обеспечения тканей кислородом.

Однако, отмеченные выше физиологические реакции имеют функциональный смысл только при наличии хотя бы следов O_2 в воде. В условиях аноксии они теряют свое значение: организм вынужден переходить на анаэробные пути регенерации макроэргов. Учитывая низкую эффективность этих процессов, следует ожидать быстрого снижения энергетических субстратов (глюкозы и гликогена) в тканях животных. Чтобы избежать этого, устойчивые к аноксии виды моллюсков выбирают отмеченную выше стратегию адаптации [7]: повышение ресурса энергетических субстратов в тканях, выбор наиболее эффективных анаэробных путей их утилизации, общее снижение метаболизма. Это позволяет повысить продолжительность выживаемости организма в условиях аноксии. Показано, что устойчивые к аноксии моллюски имеют значительные ресурсы гликогена в тканях [17, 29]. У представителей рода *Mytilus* роль центрального депо гликогена играют гепатопанкреас и мантия. В условиях функционального комфорта ресурс гликогена в них может превышать 50 % сухой массы тела моллюска [29]. Значительный ресурс гликогена имеют также периферические ткани этих моллюсков. В жабрах и мышцах его уровень дос-

тигает 200 мкмоль $г^{-1}$ ткани. К энергетическим субстратам, активно используемым на начальных этапах адаптации к аноксии, следует отнести и аспартат. Показано, что у моллюсков, устойчивых к аноксии, его содержание в сердечной мышце и других тканях повышено [29].

Выбор эффективных метаболических стратегий анаэробного ресинтеза макроэргов при наличии значительных ресурсов гликогена и угнетении метаболизма в целом, в конечном итоге определяет продолжительность выживания организма в условиях внешней аноксии (табл. 3). Известно, что энергетический выход реакций анаэробного гликолиза составляет лишь одну пятую часть величины аэробного. Поэтому для экономии субстрата большинство гидробионтов уменьшает свой энергетический расход. В начале анаэробно-лактатного периода лактат и пируват служат как цитоплазматические водородные сливы. Эти анаэробные конечные продукты не выделяются и повторно окисляются при установлении нормоксии [25, 40].

В течение длительного анаэробно-лактатного периода обеспечение энергией вовлекаются также митохондрии клеток. Малат, образующийся из фосфоенолпирувата, транспортируется в митохондриальную мембрану, где дегидрирует в фумарат. Этот метаболит играет роль водородного акцептора, вызывающего увеличение сукцината, который, в свою очередь, метаболизируется в пропионат. Используя этот анаэробный метаболизм энергии, большинство беспозвоночных межприливно-отливной зоны может легко переживать осушение во время отливов и мгновенно возобновлять свою энергию в условиях нормоксии при погружении в воду [40].

Энергетический выход различных стратегий не одинаков (табл. 3). Более эффективные метаболические пути позволяют экономно расходовать энергетические субстраты (гликоген, аспартат, глутамат), что увеличивает продолжительность выживания организма в условиях аноксии. Пути с 1-го по 5-й описаны для двустворчатых моллюсков и являются ключевыми при гипоксии и аноксии [29],

6 – 8-й теоретически могут быть реализованы у моллюсков, но, видимо, не играют значимой роли [29], 10-й описан для гельминтов и костистых рыб [29].

Табл. 3 Эффективность энергетической продукции различных метаболических путей, реализуемых в условиях аноксии и гипоксии

Table 3 The efficiency of energy production of various metabolic pathways realized under anoxia and hypoxia conditions

№	Метаболические пути	Энергетический выход
1.	Глюкоза → лактат	2 моль АТФ моль ⁻¹ глюкозы
2.	Глюкоза → различные опионы	2 моль АТФ моль ⁻¹ глюкозы
3.	Глюкоза → сукцинат	4 моль АТФ моль ⁻¹ глюкозы
4.	Глюкоза → пропионат	6 моль АТФ моль ⁻¹ глюкозы
5.	Аспаргат → сукцинат	1 моль АТФ моль ⁻¹ аспартата
6.	Аспаргат → пропионат	2 моль АТФ моль ⁻¹ аспартата
7.	Глутамат → сукцинат	1 моль АТФ моль ⁻¹ глутамата
8.	Глутамат → пропионат	2 моль АТФ моль ⁻¹ глутамата
9.	Гидрофобные аминокислоты → летучие жирные кислоты	1 моль АТФ моль ⁻¹ субстрата
10.	Глюкоза → ацетат	4 моль АТФ моль ⁻¹ глюкозы

Среди беспозвоночных приливной зоны широко распространено явление накопления стромбина при внешней гипоксии. Например, *Paphies australis* и *Austrovenus stutchburyi*, имеют высоко эффективную стромбингидрогеназу, которая определяет их устойчивость к дефициту O₂ [15]. Виды с низкой толерантностью к дефициту O₂ (*Macra discors*, *Paphies subtriangulatum*), напротив, используют обычный гликолиз и накапливают лактат в тканях в течение гипоксии. Это направление характерно для многих чувствительных к гипоксии видов. Так, обитатель прибойной зоны *Cardium tuberculatum* в условиях экспериментальной гипоксии накапливал в тканях лактат, при этом продолжительность его существования составила только 17 ч [33]. Многие беспозвоночные в условиях гипоксии и аноксии используют метаболические стратегии, которые не ведут к накоплению лактата. Эти животные могут накапливать определённую комбинацию аланина, октопина, аланопина, стромбина, ацетата, пропионата, 2-метилбутурата, 2-метилвалерата и сукцината [32]. К примеру, конечными продуктами анаэробноза моллюсков *Nautilus pompilius* являются октопин и сукцинат, а *Chamelea gallina* – сукцинат и аланин [13].

Можно также предположить, что стратегия метаболизма гидробионтов при гипоксии и аноксии зависит от двигательной активности

животного. Медленно зарывающиеся в грунт *P. australis* и *A. stutchburyi* поддерживают анаэробную продукцию энергии через пируватредуктазные ферменты: стромбиндегидрогеназу и аланопиндегидрогеназу, а быстро зарывающиеся *P. subtriangulatum* и *M. discors* – через октопиндегидрогеназу. Анаэробные пути тканей *P. subtriangulatum* приводят к накоплению лактата и октопина [15]. У моллюска *Patella caerulea* внешняя гипоксия в течение 6 и 18 ч привела к увеличению уровней сукцината, ацетата и пропионата, вызвала уменьшение аспартата и увеличение аланина [52].

По [41], не все анаэробные пути равнозначны в темпах продукции энергии и основаны на максимальных уровнях продукции АТФ: лактат > октопин > аланопин = стромбин. Поэтому моллюски, использующие октопиновое направление в течение гипоксии, будут увеличивать поток энергии более быстро, чем виды, использующие аланопиновый путь. Активное октопиновое направление анаэробного метаболизма обычно связано с большим пулом аргининфосфата [40], который используется в основном для сокращения мускула, и его деградация вызывает увеличение свободного аргинина, подавляя продукцию АТФ [44]. *P. subtriangulatum* избегает этой проблемы, преобразовывая аргинин в менее кислый октопин, что недоступно для *P. australis*.

При аноксических условиях механизмом координации, подавления уровня метаболизма и переключения на анаэробные пути является обратимое ферментативное фосфорилирование. Так, *Austrovenus stutchburyi*, *Spisula aequilaterali* и *Paphies australis* имеют низкую активность лактатдегидрогеназы и высокую активность стромбиндегидрогеназы и алано-пиндегидрогеназы, тогда как *Maetra discors*, *Paphies donacina*, *P. ventricosum*, и *P. subtriangulatum* – высокий уровень активности лактатдегидрогеназы и октопиндегидрогеназы [15]. Кстати, один из представителей карпозубых – *Fundulus heteroclitus* также показал увеличение активности лактатдегидрогеназы в ответ на длительную гипоксию [51]. Для мидии *Mytilus galloprovincialis*, наоборот, отмечается высокая активность малатдегидрогеназы и низкая активность лактатдегидрогеназы в условиях гипоксии. Повышение активности малатдегидрогеназы наблюдается и у других моллюсков [2].

Одним из важнейших показателей состояния метаболизма тканей моллюсков в условиях гипоксии и аноксии является содержание макроэргов. Некоторые авторы отмечают, что в анаэробных условиях содержание макроэргов в тканях моллюсков повышается. Так, у *Anodonta cygnea* концентрация АТФ в условиях гипоксии увеличивается до 170 % от нормы. У пресноводных беспозвоночных (олигохет и хирономид) также обнаружено увеличение содержания АТФ [21]. Для других видов двустворок получены иные результаты. Например, у *Mytilus edulis* содержание АТФ уменьшается на 30 – 40 %, а у *Lima hians* – на 45 %. Аналогичные результаты получены и для эритроцитов гемолимфы *Anadara inaequalvis* [3]. В условиях суточной аноксии содержание АТФ в клетках равномерно уменьшалось при параллельном снижении величины энергетического заряда от 0.83 до 0.64. Аденилатная система *M. galloprovincialis* отличалась быстрой способностью к восстановлению своих энергетических характеристик после кратковременной гипоксии. В жаберной ткани концентрация АТФ у этого моллюска после снижения быстро вос-

становливалась до уровня контроля в условиях нормоксии [53]. При этом в мышечной ткани уровень АТФ уменьшался на 40 – 50 % в течение первых 3 ч гипоксии и дальше не изменялся в условиях длительной аноксии [53]. У моллюсков с разной толерантностью к дефициту O_2 энергетический статус тканей в условиях гипоксии имел ряд принципиальных отличий [41]. Так, в условиях экспериментальной гипоксии у высокоподвижного моллюска *Paphies subtriangulatum* происходило быстрое снижение содержания АТФ в ноге на фоне роста уровня АМФ и, как следствие, падение энергетического заряда от 0.83 до 0.40, тогда как малоподвижный *P. australis* сохранял количество АТФ в ткани и высокий энергетический заряд – 1.63. Это означает, что различия в энергетическом статусе тканей моллюсков в условиях аноксии и гипоксии, отмеченные выше, в значительной степени зависят от условий среды и уровня подвижности животного.

Заключение. Анализ опубликованных данных показал, что среди беспозвоночных наиболее толерантными к гипоксии являются моллюски и приапиды, о чём свидетельствуют крайне низкие значения LC_{50} и SLC_{50} и самые высокие величины LT_{50} . Устойчивость к аноксии наиболее выражена у моллюсков: значения LT_{50} у них максимальны. Моллюски, приспособленные к экстремальным формам гипоксии и аноксии, обладают комплексом физиологических и биохимических адаптаций, позволяющим поддерживать функциональную стабильность достаточно продолжительный период времени. На фоне снижения интенсивности обменных процессов они сохраняют аэробную ориентацию метаболизма при крайне низком насыщении воды кислородом. В условиях аноксии их организм переходит на высокоэффективные анаэробные процессы, которые используют значительный ресурс энергетических субстратов тканей (гликоген, аминокислоты). Сочетание данных качеств позволяет этим животным населять неблагоприятные для жизни биотопы, формируя уникальные для многих водоёмов экосистемы.

1. Алякринская И. О. Устойчивость к обсыханию водных моллюсков // Известия АН. Сер. Биол. – 2004. – № 3. – С. 362–374.
2. Горомосова С. А., Шатира А. З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий /– М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 120 с.
3. Кололочкина Г. А., Исмаилов А. Д. Параметры экстрацеллюлярной жидкости двустворчатых моллюсков - неспецифические биомаркеры кратковременного загрязнения водной среды // Океанология. – 2007. – **47**, № 2. – С. 233–240.
4. Константинов А. С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – 206 с.
5. Фащук Д. Я., Самышев Э. З., Себах Л. К., Шляхов В. А. Формы антропогенного воздействия на экосистему Черного моря и ее состояние в современных условиях / Д. Я. Фащук // Экология моря. – 1991. – Вып. 38. – С. 19–27.
6. Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды КарНЦ РАН. – 2011. – № 3. – С.121–130.
7. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. – М.: Мир, 1988. – 568 с.
8. Abele D. Toxic oxygen: The radical life-giver // Nature. – 2002. – **420**, № 6911. – P. 27–34.
9. Ali F., Nakamura K. Effect of temperature and relative humidity on the tolerance of the Japanese clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve), to air exposure // Aquaculture Research. – 2002. – **30**, № 9. – P. 629 – 636.
10. Anderson S. J., Taylor A. C., Atkinson R. J. A. Anaerobic metabolism during anoxia in the burrowing shrimp *Calocaris macandreae* Bell (Crustacea: Thalassinidea) // Comp. Biochem. Physiol. - Part A: Physiol. – 1994. – **108**, № 4. – P. 515–522.
11. Bestwick B. W., Robbins I. J., Warrem L. M. Metabolic adaptations of the intertidal polychaete *Cirri-formia tentaculata* to life in an oxygen-sink environment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1989. – **125**. – P. 193 – 202.
12. Boutilier R. G., Boutilier R. G., West T. G., Pogson G. H., Mesa K. A., Wells J., Wells M. J. Nautilus and the art of metabolic maintenance / R.G. Boutilier // Nature. – 1996. – **382**, № 6591. – P. 534 – 536.
13. Brooks S. P. J., de Zwaan A., van den Thillart G., Cortesi C. O. P., Storey K. B. Differential survival of *Venus gallina* and *Scapharca inaequivalvis* during anoxic stress: Covalent modification of phosphofructokinase and glycogen phosphorylase during anoxia // J. Comp. Physiol., B. – 1991. – **161**, № 2. – P. 207–212.
14. Burnett L. E., Stickle W. B. Physiological Responses to Hypoxia. Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems. // Coastal and Estuarine Studies. – 2001. – **57**. – P. 101–114.
15. Carroll J.L. Strategies of anaerobiosis in New Zealand infaunal bivalves: adaptations to environmental and functional hypoxia // N. Z. J. Mar. Freshwater Res. – 1995. – **29**. – P. 137–146.
16. David E., Tanguy A., Pichavant K., Moraga D. Response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia exposure under experimental conditions // FEBS Journal. – 2005. – **272**. – P. 5635–5652.
17. De Zwaan A. Carbohydrate catabolism in bivalves. // The Mollusca. New York: Acad. Press. – 1983. – **1**. – P. 138–175.
18. De Zwaan A., Roos J., Carpena E., Cattani O. Anaerobic metabolism of erythrocytes of the acid clam *Scapharca inaequivalvis* (Bruguiere): Effects of cadmium. // Comp. Biochem. Physiol. – 1991. – **98 B**, №1. – P. 169–175.
19. De Zwaan A., Schaub B., Babarro M. F. J. Anoxic survival of *Macoma balthica*: the effect of antibiotics, molybdate and sulphide // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2001. – **256**, № 2. – P. 241–251.
20. De Zwaan A., Babarro M. F. J., Monarib M., Cattani O. Anoxic survival potential of bivalves: (arte) facts // Comp. Biochem. Physiol. - Part A: Mol. Integ. Physiol. – 2002. – **131**, № 3. – P. 615–624.
21. Denise L. B., Adamack A., Rose K. A., Kolesar E. S., Decker M. B., Purcell E. J., Keister E. J., Cowan. H. J. The Pattern and Influence of Low Dissolved Oxygen in the Patuxent River, a Seasonally Hypoxic Estuary Estuaries // J. Exp. Mar. Bio. Ecol. – 2003. – **26**, № 2A. – P. 280–297.
22. Fields J. H. A. Alternatives to lactic acid: Possible advantages // J. Exp. zool. – 1983. – **228**, № 3. – P. 445–457.
23. Gäde G. The energy metabolism of the foot muscle of the jumping cockle *Cardium tuberculatum*: sustained anoxia versus muscular activity // J. Com. Physiol. – 1980. – **137 B**. – P. 177–182.
24. Gaufin A. R. Water quality requirements of aquatic insects // EPA. – 1973. – **3**. – P.660–663.
25. Grieshaber M. K., Hardewig I., Kreutzer U., Schneider A. Hypoxia and sulfide tolerance in some marine invertebrates // G. Fischer-verlag. – 1992. – **85**, № 2. – P. 55–76.
26. Hall F.G. The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumption in marine fishes // Amer. J. Physiol. – 1929. – **88**, № 2. – P. 282 – 292.
27. Henriksson R. Influence of pollution on the bottom fauna of the Sound (Oresund) // Oikos. – 1969. – **20**. – P. 507–523.
28. Hoback W. W., Barnhart M. C. Lethal limits and sublethal effects of hypoxia on the amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* // J. N. Am. Benthol. Soc. – 1996. – **15**, № 1. – P. 117–126.

29. Hochachka P.W., Fields J. H. A. Arginine, glutamate and praline as substrate for oxidation and for glycogenesis in cephalopod tissues // Pacific Science. – 1983. – **36**. – P. 325–336.
30. Hochachka P. W. Defense strategies against hypoxia and hypothermia // Science. – 1986. – **231**. – P. 234–241.
31. Jeremy D., Steven C. H. Metabolic depression is delayed and mitochondrial impairment averted during prolonged anoxia in the ghost shrimp, *Lepidophthalmus louisianensis* (Schmitt, 1935) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2009. – **376**, № 2. – P. 85 – 93.
32. José M. F., Zwaan A. Babarro. Influence of abiotic factors on bacterial proliferation and anoxic survival of the sea mussel *Mytilus edulis* L. / M. F. Babarro José, A. de Zwaan // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2002. – **273**, № 1. – P. 33 – 49.
33. José M.F., Zwaan A. Babarro. Anaerobic survival potential of four bivalves from different habitats. A comparative survey / M.F. Babarro José, A. de Zwaan // Comp. Biochem. Physiol. – 2008. – Part A: Mol. Integ. Physiol. – **151**, № 1. – P. 108–113.
34. Joyce S. The dead zones: oxygen-starved coastal waters // Environ. Health Perspective. – 2000. – **108**, № 3. – P. A120–A125.
35. Kang J.C., Matsuda O. Tolerance of anoxia and hydrogen sulfide by benthic crustaceans *Portunus trituberculatus*, *Metapenaeus monoceros* and *Macrobrachium nipponense* // J. Fac. Appl. Biol. Sci. – 1993. – **32**. – P. 71–78.
36. Kapper M. A., Stickle W. B. Metabolic response of the estuarine gastropod *Thais haemastoma* to hypoxia // Physiol. Zool. – 1987. – **60**. – P. 159–173.
37. Kreutzer U., Jue T. Metabolic response to oxygen limitation in *Arenicola marina* as determined with the super (1) H NMR signals of myoglobin // Comp. Biochem. Physiol. – 1998. – **120 A**, № 1. – P. 127–132.
38. Kruse I. Population ecology and genetics of the polychaete *Scoloplos armiger* (Orbiniidae) [Электронный ресурс]. – Электрон. текстовые данные (806701 bytes) // Pol. Meeresforsch. xxx. – 2003 : <http://www.awibremerhaven.de/Publications/Kru2002d.pdf> Ber. ISSN 1618 – 3193.
39. Larade K., Storey K. Arrest of transcription following anoxic exposure in a marine mollusc // Mol. Cell. Biochem. – 2007. – **15**. – P. 17–35.
40. Livingstone D. R., de Zwaan A., Leopold M., Marteyn E. Studies on the phylogenetic distribution of pyruvate oxidoreductase // Biochem. Syst. Ecol. – 1983. – **11**. – P. – 415–425.
41. Livingstone D. R. Origins and evolution of pathways of anaerobic metabolism in the animal kingdom // Amer. zoologist. – 1991. – **31**. – P. 522–534.
42. Llanso R., Diaz R. J. Tolerance to low dissolved oxygen by the tubicolous polychaete *Loimia medusa* // J. Mar. Biol. – 1994. – **74**. – P. 143–148.
43. Matthews M. A., McMahon R.F. Effect of temperature and temperature acclimation on survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) under extreme hypoxia // J. Molluscan Stud. – 1999. – **65**. – P. 317–325.
44. Meinardus G., Gade G. The pyruvate branch point in the anaerobic metabolism of the jumping cockle *Cardium tuberculatum* // Exp. Biol. – 1986. – **45**. – P. 91–110.
45. Miller D.C., Poucher S. L., Coiro L. Determination of lethal dissolved oxygen levels for selected marine and estuarine fishes, crustaceans, and a bivalve // J. Mar. Biol. – 2002. – **140**. – P. 287–296.
46. Monteiro P. M. S., Vanderplas A., Melice J., Florenchie P. Interannual hypoxia variability in a coastal upwelling system: Ocean–shelf exchange, climate and ecosystemstate implication // Deep-Sea Res. – 2008. – **1**, № 55. – P. 435–450.
47. Nebeker A. B. Effect of low dissolved oxygen on survival, growth, and reproduction of *Daphnia*, *Hyalallella*, and *Gammarus* // Env.Tox.Chem. – 1992. – **11**. – P. 373-379.
48. Nervant F., Mathieu C. R. Ventilators and locomotors activities in anoxia and subsequent recovery of epigean and hypogean in crustaceans // Acad. Sci. – 1995. – **318**. – P. 585-592.
49. Portner H. O., Farrell A. P. Physiology and Climate Change // Science. – 2008. – **322**. – P. 690–692.
50. Portner H. O. Oxygen and capacity limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate related stressors in marine Ecosystems // J. Exp. Biol. – 2010. – **213**. – P. 881–893.
51. Rees B. B., Bowman J. A., Schulte P. M. Structure and sequence conservation of a putative hypoxia response element in the lactate dehydrogenase-B gene of *Fundulus* // Biol. Bull. – 2001. – **200**, №3. – P. 247–51.
52. Santini G., Bruschini C., Pazzagli L., Pieraccini G., Moneti G., Chelazzi G. Metabolic responses of the limpet *Patella caerulea* (L.) to anoxia and dehydration // Comp. Biochem. Physiol. - Part A: Mol. Integr. Physiol. – 2001. – **130**, № 1. – P. 1–8.
53. Shapiro A.Z. On the Content of Macroergic Compounds in Mussel Tissues under Normal and Hypoxic Conditions // J. Biol. Mor. – 1981. – № 2. – P. 69–75.
54. Spicer J. I., Thornmasson M. A., Stromberg J. O. Possessing a poor anaerobic capacity does not prevent the diel vertical migration of Nordic krill *Meganctiphanes norvegica* into hypoxic waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – **185**. – P. 181–187.

55. *Stickle W.B.* Metabolic adaptation of several species of crustaceans and mollusks to hypoxia: Tolerance and micro calorimetric studies // *Biol. Bull.* – 1989. – **177**. – P. 303–312.
56. *Stramma L., Johnson G., Sprintall J., Mohrholz V.* Expanding Oxygen-Minimum Zones in the tropical oceans // *Science.* – 2008. – **320**. – P. 655–658.
57. *Theede H., Ponat A., Hiroki K., Schlieper C.* Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen-deficiency and hydrogen sulfide // *Mar. Biol.* – 1969. – **2**. – P. 325–337.
58. *Vaquier-Sunyer R., Duarte C. M.* Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // *P. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – **105**, № 40. – P. 15452–15457.
59. *Vistisen B., Vistisen B.* Tolerance to low oxygen and sulfide in *Amphiura filiformis* and *Ophiura albida* (Echinodermata: Ophiuroidea) // *Mar. Biol.* – 1997. – **128**. – P. 241 – 246.
60. *Wu R. S. S.* Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses // *Mar. Poll. Bull.* – 2002. – **45**, № 1-12. – P. 35–45.
61. *Zardi G. I., Nicastrò K. R., Porri F., McQuaid C. D.* Sand stress as a non-determinant of habitat segregation of indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels in South Africa // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2003. – **300**. – P. 189–144.

Поступила 30 сентября 2013 г.
После доработки 8 февраля 2014 г.

Порівняльна оцінка стійкості гідробіонтів до умов зовнішньої гіпоксії та аноксії Т. І. Андрусенко Представлено інформацію про порівняльну стійкість гідробіонтів до дефіциту кисню, фізіологічні та метаболічні аспекти адаптації морських організмів до гіпоксії та аноксії. У порівнянні з іншими групами організмів відносно низька чутливість і висока стійкість до гіпоксії була відзначена у молюсків і пріапулід. У безкисневому середовищі найбільш стійкими серед безхребетних тварин також є молюски, нижчу стійкість демонструють поліхети, а найменшу - представники класу ракоподібних. Показано, що виживаність водних організмів обмежений час в умовах аноксії залежить від їх толерантності до температури середовища, розмірів і активності. Розглянуто стратегії метаболізму мешканців моря в умовах гіпоксії та аноксії. Встановлено, що стійкі до аноксії молюски мають значні ресурси глікогену і аспартату в тканинах, а також здатні зберігати аеробну орієнтацію метаболізму при вкрай низькому насиченні води киснем.

Ключові слова: гіпоксія, аноксія, метаболізм, гідробіонти, молюски, стратегії адаптації

Comparative estimation of resistance of hydrobionts under external hypoxia and anoxia conditions Andreenko T.I. The information about the comparative resistance of hydrobionts to oxygen deficiency, physiological and metabolic aspects of adaptation of marine organisms to hypoxia and anoxia is presented. Comparing with other groups of organisms, relatively low sensitivity and high resistance to hypoxia was observed in mollusks and priapulids. In anoxic medium mollusks are the most resistant to anoxia among the invertebrate animals as well. Polychaete demonstrate lower resistance and the lowest resistance is revealed in crustaceans. It is shown that the survival of aquatic organisms during limited time in anoxic conditions depends on their tolerance to temperature of the environment, size and activity. It is noted that among the invertebrate animals the most resistant to anoxia are mollusks as well. Polychaete demonstrate lower resistance and the lowest resistance is revealed in crustaceans. Strategies of metabolism of sea inhabitants under hypoxia and anoxia conditions are examined. It is shown that resistant to anoxia mollusks have considerable resources of glycogen and aspartate in tissues and able to maintain aerobic metabolism orientation at extremely low concentration of oxygen in water.

Keywords: hypoxia, anoxia, metabolism, hydrobionts, molluscs, adaptation strategies